Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohl'sche Trennungsschichte

von

Dr. **Bruno Kubart.**

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 2 Tafeln und 4 Textfiguren.)

(**Vorgelegt in der Sitzung am 12. Juli 1906.**)

I. Der Sinn des Terminus »Trennungsschichte (von Mohl)«.

Hugo v. Mohl sagt in seiner zweiten Abhandlung über die Ablösungsverhältnisse[1] saftiger Pflanzenteile, Blumenkronen lösen sich in analoger Weise wie Laubblätter durch Vermittlung einer Trennungsschichte von den Pflanzen los. »Daß sich die einzelnen Blütenorgane als blattartige Gebilde bei ihrem Abfallen im wesentlichen auf dieselbe Weise wie die Laubblätter verhalten werden, ließ sich im voraus vermuten. Da die Untersuchungen, welche ich über diesen Punkt anstellte, diese Vermutung ohne Ausnahme bestätigten, so hielt ich es nicht für nötig, meine Beobachtungen auf eine sehr große Zahl von Blüten auszudehnen.«[1] Zur Erläuterung dieser Zeilen darf ich wohl bemerken, daß Mohl im selben Jahre eine andere Abhandlung[2] veröffentlicht hatte, in welcher er besonders Schacht gegenüber die Ansicht verfocht, die Ablösung der Laubblätter werde durch eine besondere Zellschichte, die er »Trennungsschichte« nannte, herbeigeführt.

[1] Mohl H. v., Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. Bot. Ztg., 1860.

[2] Mohl H. v., Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Ztg., 1860.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ich kann nicht umhin, in eine genauere Definition des von Mohl aufgestellten Terminus einzugehen, und zwar aus Gründen, die ich des weiteren anführen werde. Bei der nun folgenden Darstellung schließe ich mich natürlich ausschließlich an Mohl selbst an, indem ich ganz besonders seine diesbezügliche Darstellung über *Gymnocladus* berücksichtige.

In Fig. 1 sei der basale Teil eines Blattstieles und ein Stück des Sprosses dargestellt, dem der Blattstiel aufsitzt. Der unterste Teil des Blattstieles — der Blattstielwulst — ist gewöhnlich stärker ausgebildet. Hier ist eine deutliche Differenzierung der Gewebe zu bemerken. Die langgestreckten Zellen des Blattstieles finden sich hier nicht mehr vor, sie begrenzen die obersten Partien des Blattstielwulstes und gehen in ein kleinzelliges, rundzelliges Gewebe über — die rundzellige Schichte — welche den eigentlichen Blattstielwulst bildet. Dieser hebt sich endlich sehr deutlich vom Rindenparenchym des Sprosses ab.

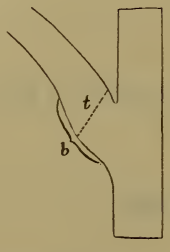


Fig. 1.

Sp = Sproß
b = Blattstielwulst
t = Trennungsschichte

In dieser rundzelligen Schichte bildet sich die »Trennungsschichte« aus. Sie ist eine dünne Zellschichte, die quer durch die rundzellige Schichte verläuft. »Dieselbe zeichnet sich dadurch aus, daß sie auf einem dünnen, durch den Blattstielwulst geführten Längsschnitt etwas durchsichtiger als das übrige Gewebe ist, weil in ihren Intercellulargängen weniger Luft enthalten ist... wir haben in dieser Schichte ein Zellgewebe vor uns, welches im Gegensatze gegen das übrige Parenchym des Blattstielwulstes die Charaktere eines jugendlichen Gewebes zeigt und der Sitz eines ihm eigentümlichen Vegetationsprozesses ist. Eine nähere Betrachtung dieser Zellen läßt auch in vielen derselben frisch gebildete dünne Scheidewände erkennen, so daß nicht zu bezweifeln ist, daß in dieser Schichte ein Zellvermehrungsprozeß stattfindet.«

Mitten durch die rundzellige Zellschichte verläuft also nach Mohl die Trennungsschichte. Doch legt Mohl kein gar zu schweres Gewicht auf die Neubildung von Zellen in

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dieser Schichte, denn p. 12 derselben Abhandlung schreibt er weiter: »In einer Reihe von Fällen... war es unzweifelhaft, daß in diesen Zellen eine Vermehrung durch Teilung stattfand, wogegen ich in andern Fällen... diese zu erkennen nicht imstande war. Mag nun das eine oder das andere stattfinden, so ist anfänglich, auch nachdem jene Veränderung des Inhaltes stattgefunden hat, die Verbindung der Zellen dieser Schichte untereinander und mit den benachbarten Zellen des Blattstielwulstes ebenso fest, als die Verbindung der letzteren Zellen untereinander.«

In dieser Trennungsschichte vollzieht sich nun die Ablösung der Organe auf einfache Weise, indem die Zellen derselben aus dem Verbande gehen. Die dadurch entstandene Wunde wird dann durch eine Peridermbildung verschlossen. Ganz besonders Staby[1] und Tison[2] verdanken wir ausführliche Angaben über die Zeit und Umstände, unter welchen dieses Periderm ausgebildet wird. Ich muß unbedingt in Kürze etliche Bemerkungen hierüber einflechten.

In vielen Fällen bildet sich nämlich schon vor Ablösung des Blattes eine dünne Peridermzone an der Blattstielbasis aus. Doch erst nach Ablösung des Blattes erfolgt das starke Wachstum dieses Periderms und auch jetzt werden erst die Leitungsbahnen, die bis nun von dem schwachen Periderm nur umsponnen waren, von diesem zerrissen, und in die dadurch entstandenen Lücken wuchert nun auch Periderm hinein, so daß ein vollständiger Abschluß gegen die Außenwelt herbeigeführt wird.

In andern Fällen tritt jedoch überhaupt die Peridermbildung erst nach dem Blattfall ein, ja es dauert oft geraume Zeit, bis diese Neubildung einsetzt. Die Wunde selbst wird aber einstweilen nicht ohne Schutz gelassen, sondern die Zellen, welche die Narbe nach außen begrenzen, vertrocknen und bilden als solche eine vorläufige Schutzdecke, die Gefäß-

---

[1] Staby, Über den Verschluß der Blattnarben nach Abfall der Blätter. Flora, 1886.

[2] Tison A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Mém. Soc. Linn. Normandie, 1900.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bündel selbst werden durch Gummipfropfen — die sich auch schon vor dem Blattfall ausgebildet haben können — oder durch Thyllen versperrt. Betreffs weiterer Details verweise ich auf die Arbeiten von Staby und Tison selbst.

Diese Peridermbildung ist eine lange bekannte Tatsache und Schacht hat versucht, dieselbe in gewisse Beziehungen zum Laubfall zu bringen. Schacht nimmt an, daß vielleicht die in vielen Fällen vor dem Blattfall sich schon bildende Peridermschichte diesen befördere, doch verallgemeinert er dies nicht, wie ihm von Mohl vorgeworfen wurde. Schacht hat sich überhaupt sehr zurückhaltend über den Laubfall geäußert und diese Frage als eine ungelöste betrachtet.

Aus meinen obigen Auseinandersetzungen dürfte zur Genüge hervorgehen, daß Mohl mit dem Worte »Trennungsschichte« einfach jene Gewebepartie bezeichnete, welche bei der Ablösung des betreffenden Organes mazeriert wird. In dieser Zone können nun noch Zellteilungen auftreten, doch zählen diese nicht zum Charakteristikum der Trennungsschichte. Derselben wurde aber späterhin fast allgemein eine von der Mohl'schen abweichende Deutung gegeben, man sprach dabei jedoch immer von einer Mohl'schen Trennungsschichte. So findet man sehr oft die Annahme, daß die Trennungsschichte ein sekundär durch ein Folgemeristem entstandenes Gewebe darstelle.

In diesem Sinne faßt z. B. auch v. Höhnel[1] die Trennungsschichte nach Mohl auf. Ich verweise auf seine diesbezüglichen Auseinandersetzungen, kann aber nicht umhin, einige Bemerkungen hierüber zu sagen. Ganz besonders bemerkenswert sind die beiden ausführlich geschilderten Prozesse der Ablösung von Absprüngen bei *Populus* und *Salix*. An der Basis dieser Absprünge fällt eine so ziemlich breite Zone auf, in welcher Zellteilungen auftreten, und zwar Querteilungen. Die stärkste Zellvermehrung ist in der dem Stamm

---

[1] Höhnel F. v., Über den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. Mitt. d. forstl. Versuchsw. f. Österr., H. 3. — Derselbe, Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. Ebendaselbst, Bd. III.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nächsten Partie dieser Zone. Diese ist die Mohl'sche Trennungsschichte. Die Loslösung findet jedoch in den obersten Zellschichten dieser Zone, wo eine sehr geringe Zellteilung war, statt. Es nehmen auch Zellen des angrenzenden Parenchyms daran teil oder noch schöner in der »Mohl'schen Trennungsschichte« findet überhaupt nicht die Loslösung statt, sondern in dem angrenzenden Parenchym *(Populus)*. Die mittleren und unteren Zellen der Trennungsschichte verholzen und verkorken; beim letzterwähnten Typus der Loslösung tritt dies aber bei allen Zellen der Trennungsschichte ein, es wird der Wundverschluß gebildet. An anderer Stelle sagt aber der Autor, bei den Absprüngen falle eine ganze Zone, »Trennungszone«, an der Basis dieser Zweige durch ihren parenchymatischen Charakter auf. Man sehe, daß diese Zone schon mit der Entwicklung des Zweiges für die Loslösung vorgebildet wurde.

Ich glaube, die Unsicherheit in der Auffassung des Terminus »Trennungsschichte« seitens des Autors springt deutlich genug in die Augen. Es sei auch der Arbeit v. Bretfeld's[1] gedacht. Bretfeld will vor Darlegung seiner eigenen Untersuchungen die Ansicht Mohl's über die Trennungsschichte wiedergeben und glaubt, dies mit folgenden Worten getan zu haben: »In den letzten Wochen vor dem Blattfall findet nun in allen Fällen eine auffallende anatomische Veränderung außerhalb des Rindengewebes des Blattstieles, gewöhnlich in der unteren Region des Blattstielwulstes, selten zwischen demselben und dem Blattstiele statt. Das anfänglich gleichförmige parenchymatische Gewebe der Rinde, des Gelenkes und des Blattstieles zerfällt in drei mehr oder weniger voneinander abweichende Teile, in das Rindenparenchym, das rundzellige Gewebe und das Parenchym des Blattstieles, die voneinander mehr oder weniger scharf getrennt erscheinen. Das rundzellige Gewebe, welches meist aus nur wenigen Zellenlagen des Parenchyms entsteht, ist es nun, in dem die Trennung des Blattes stattfindet. Es ist also eine nachträgliche kurze Zeit

[1] Bretfeld v., Über Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1879—1881.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

vor dem Blattfall stattfindende Veränderung im fertigen Parenchym, die Bildung der rundzelligen Zone als der eigentlichen Trennungsschichte, das wesentliche Moment im Blattablösungsprozeß und ist nicht etwa in einem eigentümlichen Baue des Blattgelenkes, welcher etwa schon längere Zeit vor dem Abfallen des Blattes vorhanden ist und die spätere Trennung allmählich einleitet, zu suchen.«

Unbedingt muß ich bemerken, daß diese Worte zum Teile zwar Mohl's erster Arbeit p. 13 fast wörtlich entnommen sind — in Bretfeld's Arbeit nicht ersichtlich — daß aber Mohl mit diesen Worten nicht die Trennungsschichte meinte, sondern an dieser Stelle nur von der gewöhnlichen Differenzierung des Zellgewebes am Grunde des Blattstieles sprach. Doch schon der nächste Abschnitt der Mohl'schen Arbeit handelt dann von der Trennungsschichte. Weiters möchte ich einschalten, daß die Differenzierung des Gewebes am Grunde des Blattstieles — wenn eine solche auftritt — nicht erst kurze Zeit vor Abfall des Blattes eintritt, sondern schon frühzeitig. Ich weiß nicht, ob dies allgemein gültig, doch glaube ich, mit ziemlicher Sicherheit sagen zu können, daß die Zellen des Blattstieles immer langgestreckter werden als die Zellen der Blattstielbasis, die klein bleiben; nur im Jugendzustand ist noch kein Unterschied zu sehen. Doch zeigen z. B. Blätter von *Syringa* und *Philadelphus* schon Anfang Mai deutlich jene Gewebedifferenzierung an der Basis ihrer Blattstiele, wie sie im Herbste stark ausgebildet vorgefunden wird. Ich verweise auf Taf. I, Fig. 2, und Taf. II, Fig. 1, 2 und 4. *Syringa* hat im Herbste (Taf. I, Fig. 2) eine markant hervortretende Zone kleiner Zellen an der Loslösungsstelle, welche Zellen, wie Fig. 4 auf Taf. II deutlich zeigt, im Mai schon zu sehen sind, natürlich noch nicht so stark differenziert. Noch schöner tritt dies bei *Philadelphus coronarius* hervor. Im Herbste, wenn die Blätter abfallen, bleibt die Basis des Blattstieles als Peridermdecke über den jungen Knospen sitzen (Taf. II, Fig. 2). Diese Decke ist ebenfalls im Mai schon deutlich ausgebildet, wie ja Fig. 1, Taf. II, hinlänglich dartut. Andere Beispiele hierüber gibt schon Mohl in seiner ersten Laubfallarbeit, dann weitere Tison, l. c.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nicht unerwähnt darf ich auch lassen, daß Reiche[1] unter Trennungsschichte zum Teil eine bereits in dem Werdegange des Organes sich ausbildende Parenchymzone versteht, an andern Stellen spricht er jedoch von einer Ausbildung der Trennungsschichte durch ein Folgemeristem kurz vor dem Loslösen des Organes. Nach Strasburger[2] wird der Blattfall durch eine parenchymatische Gewebsschichte, die am Grunde des Blattstieles ausgebildet wird und deren Zellen sich durch Verschleimung der Mittellamellen voneinander trennen, vermittelt. Meist wird diese Trennungsschichte erst kurz vor dem Laubfall kenntlich, nur selten tritt sie früher auf. Wiesner[3] schreibt in seiner Mitteilung über Frostlaubfall, die Trennungsschichte gehe nicht immer, wie es den Darlegungen Mohl's entsprechen würde, aus einem Folgemeristem hervor, sondern stelle sich in manchen Fällen als ein Rest des primären Meristems dar.

Aus diesen Angaben spricht deutlich genug die Verschiedenheit der Auffassung des Terminus »Trennungsschichte«. In neuester Zeit wendet sich bereits Tison[4] gegen diese verschiedenen Auffassungen, besonders gegen die Ansicht, daß bei Ausbildung der Trennungsschichte ein Folgemeristem mittun muß. Nach seinen Darstellungen treten ja in dieser Region auch oft Zellteilungen ein, manchmal sogar sehr zahlreich, in vielen andern Fällen ist dies wiederum nicht der Fall. In einer Angabe widerspricht er sogar Mohl. So gibt v. Mohl an, daß bei *Aristolochia Sipho* Zellteilungen stattfinden, Tison erklärt jedoch, daß bei dieser keine Zellvermehrung zu konstatieren ist.[5]

In Anbetracht der verschiedenen Ansichten über die Ablösungsvorgänge erschien es daher von Interesse, eine nochmalige Untersuchung dieses Vorganges auch bei Blüten vor-

[1] Reiche C., Über anatomische Veränderungen etc. Jahrb. für wissenschaftl. Bot., 1885.

[2] Strasburger E., Lehrbuch der Botanik, 1904.

[3] Wiesner J., Über Frostlaubfall. Deutsche Bot. Ges., Bd. XXIII.

[4] L. c.

[5] Sollten Mohl und Tison mit ihren Angaben über *Aristolochia Sipho* recht haben, so müßte man doch noch unzweifelhafter einsehen, daß das Auftreten von Zellteilungen bei dem Loslösungsprozeß vollends indifferent ist.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zunehmen. Mein hochgeehrter Lehrer, Herr Hofrat Wiesner, übertrug mir nun diese Aufgabe. Ich sollte die anatomischen Veränderungen in dieser Zone untersuchen, nebenbei natürlich auch auf physiologisch-biologische Fragen mein Augenmerk richten. Es sei mir gestattet, Herrn Hofrat Wiesner für die gütige Anregung zu dieser Arbeit, für seine große und ununterbrochene hiebei mir zu teil gewordene Unterstützung meinen ergebenen Dank aussprechen zu dürfen.

II. Wie lösen sich Korollen von der Achse los?

Die ersten Untersuchungen stellte ich mit möglichst großblumigen Blüten an. Ich benützte *Lilium*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Gloxinia* etc. An frisch abgefallenen Korollen sieht man die Abbruchstellen derselben ganz mit mikroskopisch kleinen Körnchen bedeckt, sie sehen wie mit Gries bestreut aus. Fahre ich mit einer Präpariernadel darüber, so kann ich ohne Mühe ganze Mengen von diesem »Gries« zusammenraffen. Es ist ja ganz klar, daß dies die Zellen der vollständig mazerierten Gewebe an den Ansatzstellen der Korolle und den entsprechenden Zonen des Blütenbodens sind. Die mikroskopische Untersuchung bestätigt ohne jede Einschränkung diese Annahme. Die Zellen sind noch lebend, im höchsten Maße turgeszent, und der Kern zeigt keine Spur einer Degeneration. Durch wasserentziehende Mittel kann man deutliche Plasmolyse erzielen. Ich untersuchte nun weiter und bei allen von mir untersuchten Pflanzen, ob großblumig oder kleinblumig, natürlich aber die Korolle abwerfen mußten, sah ich dasselbe. Mir ist kein einziger Fall bekannt geworden, wo ich das Gegenteil hätte konstatieren können. An allen abgefallenen Blüten, ob sie Pflanzen entnommen wurden, welche ich nicht künstlich beeinflußt hatte oder ob ich sie zu einem raschen Blütenverlust im absolut feuchten Raume gebracht hatte, konnte ich dieselbe Erscheinung beobachten. Die Gewebepartien, durch welche die Korolle mit dem Blütenboden verbunden, zeigten eine vollständige Mazerierung und die einzelnen Zellen waren stark turgeszent.

Sollte ich diese Mazerierung allein einer Turgorsteigerung zuschreiben? Bereits 1871 hat Wiesner gefunden, daß die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

im Blatt entstehenden organischen Säuren die Interzellularsubstanz der Zellen der Trennungsschichte partiell auflösen, wodurch die Zellen mit unverletzten Membranen sich von einander abheben. 1904 schreibt derselbe Forscher, daß das Auseinanderweichen der unverletzten Zellen in der Trennungsschichte nicht nur durch den Einfluß organischer Säuren, sondern auch durch gesteigerte Turgorspannung stattfinden kann. Zu gleicher Zeit spricht hier Wiesner[1] die Vermutung aus, daß »in der Natur der Blattwurf vielleicht auch durch die mazerierende Wirkung organischer Säuren in Kombination mit einer durch Turgorspannung der Zellhäute hervorgerufenen Loslösung der Zellen zu stande komme«. Wiesner konnte zwar beim Frostlaubfall auch eine saure Reaktion auf Lackmuspapier finden, doch treten hier die organischen Säuren erst nach Tötung der Zellen infolge der Kälte durch das Plasma (Wiesner). Ich versuchte nun auf die nämliche Weise bei der Ablösung der Blüten zu einem Resultate zu kommen, doch zweifelte ich an einem Erfolge, da ich ja vollständig gesunde turgeszente Zellen vor mir hatte. Ebendieselben großen Korollen benützte ich vorerst zur Untersuchung und konnte immer die schönste saure Reaktion erzielen, ob ich nun das Lackmuspapier mit der Wundfläche der Korolle oder derjenigen des Blütenbodens in ganz leise Berührung brachte. Ich bemerke ausdrücklich, daß nur die leiseste Berührung notwendig ist, da man ja leicht einwenden könnte, ich hätte die Zellen durch das Aufpressen auf das Lackmuspapier zerquetscht. Bei großen Korollen bietet der Nachweis der Reaktion keine Schwierigkeit, bei kleinen ist es jedoch von Vorteil, wie überhaupt immer, den Lackmusstreifen vorher etwas anzufeuchten, und man sieht dann sehr deutlich z. B. bei sympetalen Korollen wie von *Verbascum*, *Atropa*, *Symphytum*, *Solanum* am Reaktionspapier als Abdruck des unteren Kronenröhrenendes einen roten Kreis. Um jedoch vollends sicher zu sein, versuchte ich bei denselben Blüten, an denen ich schon einmal oder mehrmals diese Reaktion erhalten, des öfteren dieses Experiment, doch immer mit demselben Resultate.

[1] Wiesner J., Über Frostlaubfall. Ber. d. D. B. G., Bd. 23.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Diese Säuren stammen unzweifelhaft aus dem Zellsaft und ich muß annehmen, daß die lebenden Plasmamassen eine teilweise Wandlung ihrer chemisch-physikalischen Beschaffenheit hier durchgemacht haben und für Säuren oder saure organischsaure Salze durchlässig wurden. Daß auch lebendes Plasma unter Umständen für Säuren durchlässig werden kann, ist nicht überraschend. Ich verweise nur z. B. auf die Wurzel, auf den sauren Charakter der Guttationstropfen etc. Zu gleicher Zeit ist aber ja ganz gut möglich, daß Enzyme bei der Mazeration noch fördernd mitwirken.[1]

Wiewohl wir also bei der Loslösung der Korollen ein Zusammenwirken von Turgordruck und Säuren fanden, so muß ich doch dem Turgor die größere Rolle zuschreiben. Zu diesem Resultate mußte ich nämlich kommen bei Beobachtung der Ablösungsverhältnisse der Korollen, wenn ich zwei möglichst gleiche Blütensprosse zwar unter denselben Beleuchtungsverhältnissen, doch bei verschiedener Luftfeuchtigkeit abblühen ließ. Ganz besonders schön zeigte sich dies bei *Syringa vulgaris* und *Syringa Josikaea*.

Ich stellte eine Rispe (I) in einen absolut feuchten Raum unter einen Glassturz, eine andere (II) frei daneben auf. Die Luft des Raumes, in welchem dieser Versuch stand, war sehr trocken, so daß also II sehr stark transpirierte. Ein drittes

---

[1] Ein Verschleimen der meist an und für sich schon dünnen Membranen bei den aus dem Verbande gehenden Zellen konnte ich nie beobachten. Ebenfalls fand ich nie Reservestärke in diesen Zellen. Strasburger, besonders aber Tison, sprechen von einem Verschleimen der Membranen bei dem Loslösungsprozeß der Laubblätter. Es handelt sich nach Tison da immer um dickwandige Zellen und es werden die Verdickungsschichten gelöst (Tison). Gerade die Säuren dürften hier sehr tätig sein. Betreffs Stärke erwähnt Strasburger, daß diese Zellen auch kleine Stärkekörnchen führen, jedenfalls also keine Massen von Stärke aufweisen. Desgleichen muß ich erwähnen, daß ja schon Mohl von einer »Vergrößerung und Abrundung« der aus dem Verbande gehenden Zellen spricht. Diese Vergrößerung ist zwar zu sehen, scheint mir aber nicht so wichtig zu sein und auch nicht gar so auffällig. Sie ist doch nur auf die Turgorspannung zurückzuführen. Erwähnt sei noch, daß bereits vor Mohl ein Engländer Inman (Proceed. Liverp. Phil. Soc., IV) erklärt hat, die Ablösung des Blattes beruhe auf einem mit Abrundung verbundenen Auseinanderweichen von Zellen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Objekt (III) hatte ich am bedeutend kühleren Gange aufgestellt, doch unter möglichst gleichem Lichte. Alle drei Versuche waren natürlich vor direktem Sonnenlichte geschützt. Zuerst fielen die Blüten im feuchten Raum ab, und zwar in Massen, normal verblühte die Rispe am kühleren Gang, während II im trockenen und sehr warmen Raume schnell verwelkte und keine Blüten abwarf. Ich wiederholte mit *Syringa vulgaris* diesen Versuch, und als ich später nochmals den Versuch wiederholen wollte, benützte ich die spät blühende *Syringa Josikaea*, welche mir dieselben Resultate bot. Der mikroskopische Befund ergab die bekannten Tatsachen, doch auch makroskopisch konnte man an der recht kleinen Kronenröhre die einschneidende Wirkung der Mazeration sehen und dies ganz besonders schön an den Korollen, welche im feuchten Raum abgefallen waren. Zupft man die Blumenkronenröhre in noch frischem Zustande von der Blüte los, so ist dieselbe in ihrer untersten Partie fast ganz gleichmäßig ausgebildet, beinahe möchte ich sagen, sie wird der Insertion zu gleichmäßig enger. Bei den im feuchten Raum abgefallenen Korollen trat nun an dieser Insertionsstelle eine ganz gewaltige Aufbauchung der Kronenröhre ein, die noch sehr gesteigert werden konnte durch Einlegen der Korollen in Wasser. Ich glaube, es ist ganz klar, daß hier unbedingt eine Turgorwirkung im Spiel ist. Dieselbe Aufbauchung erzielte ich auch, wenn ich *Syringa*-Blüten direkt in Wasser einlegte. In diesem traten die Kronenröhren bereits mit dieser Anschwellung aus dem Kelche hervor. Ganz analoge Versuchsergebnisse erzielte ich mit *Philadelphus coronarius*, mit welchem ich dieselben Versuchsreihen wie mit *Syringa* aufgestellt hatte. Und so oft ich möglichst gleiche Blüten derselben Pflanze sowohl in einen absolut feuchten Raum als auch in gewöhnliche Atmosphäre stellte, die nicht übermäßig trocken und warm sein durfte, fand ich immer, daß im feuchten Raume, wo die Blüten turgeszenter waren, dieselben früher abfielen. So tat ich es mit *Atropa Belladonna*, *Catalpa syringifolia*, *Lilium candidum*, *Liriodendron tulipiferum*, *Papaver orientale*, *Philadelphus coronarius*, *Solanum Dulcamara*, *Symphytum tuberosum*, *Syringa vulgaris* und *S. Josikaea*, *Tulipa* sp., *Weigelia*, *Vitis*.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nicht unerwähnt will ich noch meine Beobachtungen an *Vitis*[1] *vinifera* lassen. Bekanntlich lösen sich hier beim Aufblühen die fünf Korollblätter sofort an ihrer Basis ab, an ihrer Spitze bleiben sie jedoch im Zusammenhange und bilden so ein Häubchen, das dann abfällt. Die genaue Untersuchung der Blüte zeigt, daß die Blumenkronenblätter an ihrer Spitze durch

Fig. 2.

Vergr. $^{15}/_{1}$. — Längsschnitt durch eine *Vitis*-Knospe. Schematisch. *v* Stelle, wo die Korollen miteinander verkittet sind. *Q* Richtung, in welcher der Schnitt für Fig. 3 geführt wurde.

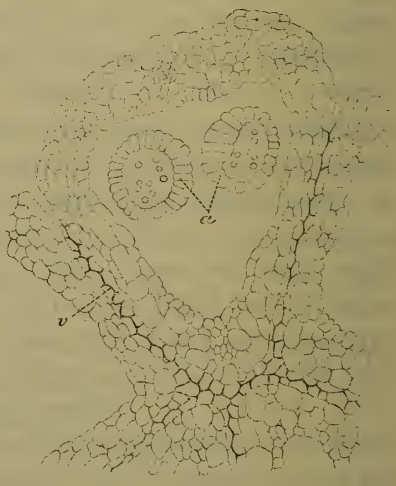


Fig. 3.

Vergr. $^{60}/_{1}$. — Stück ($^{1}/_{5}$) des in Fig. 2 angedeuteten Querschnittes. Man sieht die Korollen ganze Taschen bilden, in denen die Antheren *(a)* stecken. *v* zeigt die Zone, wo je zwei Korollblätter aneinander grenzen.

ein Einbiegen nach innen hin kleine Taschen ausgebildet haben, in welche die Antheren zu liegen kommen (Fig. 2 und 3). Sobald die Blüte zur Anthese reif ist, tritt ein sehr starkes Wachstum der Staubfäden ein, und zwar sowohl ein Längenwachstum als auch vermutlich ein verstärktes Wachstum an der Innenseite, der Oberseite der Staubfäden, da ja die

[1] Siehe Portele K., Studien über die Entwicklung der Traubenbeere (Mitt. aus dem Laboratorium der landwirtsch. Landesanstalt in S. Michele), 1883. — Ráthay E., Die Geschlechtsverhältnisse der Reben. Wien, 1881.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Filamente die Tendenz haben, nach außen zu spreizen. Die hiebei erzeugte Spannung ist eine sehr große, und sie wird an der Stelle des geringsten Widerstandes ausgelöst werden. Nun leisten aber die an ihren Spitzen verkitteten Korollblätter der Lösung einen bedeutend größeren Widerstand als die Insertionsstellen, und so kommt es, daß sich in der Insertionszone die Korolle frühzeitig ablöst. Nur in seltenen Fällen trennen sich bei *Vitis vinifera* die Kronenblätter an der Spitze voneinander und die Blüte öffnet sich dann nach dem Typus anderer eleuteropetaler Blüten und wirft erst nachher die Korollblätter ab. Die Loslösung in der Insertionsstelle findet jedoch nicht etwa durch Zerreißung des Gewebes statt, sondern die Zellen gehen ganz unversehrt aus dem Verbande, wie ich mich bei genauer Untersuchung an Serienschnitten überzeugen konnte (Taf. II, Fig. 3 und 5). Ich muß vielmehr annehmen, daß der Zug, welcher in diesem Falle auf die Insertionsstelle wirkt, von den zwei andern sonst bei der Blütenloslösung mitspielenden Kräften unterstützt wird; dies um so mehr, als ich durch Versuche, die ich zur Prüfung der Turgor- und Säurenwirkung bei der Ablösung anstellte, immer dieselbe Wirkung erzielte wie die freie Natur.

Derartige Versuche, welche die Wirkung des Turgors und der Säuren bei der Ablösung dartun sollten, habe ich genau nach dem von Wiesner[1] angegebenen Verfahren überdies mit folgenden Pflanzen ausgeführt: *Dicentra*, *Hesperis*, *Liriodendron*, *Lilium*, *Magnolia*, *Syringa* und *Tulipa*. Ich gab immer zu gleicher Zeit und möglichst gleiche Blüten in destilliertes Wasser, 2·5 bis 3% Oxalsäure und 10% Kalisalpeterlösungen. Durchgehends konnte ich im Wasser am frühesten die Ablösung der Korollen konstatieren, in Oxalsäure trat sie später ein — nur bei *Liriodendron*, wo es auch sehr lange gedauert hat, bis die Loslösung in Wasser eingetreten, wurde zwar die Korolle auch mazeriert, doch konnte ich dieselbe nicht in der Insertionsstelle loslösen, sondern die Korolle zerfiel vollständig. In diesem Falle disponierten die Zellschichten, in welchen die Ablösung stattfindet, noch nicht hiefür.

[1] Wiesner J., Über Frostlaubfall, B. d. D. B. G., XXIII.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bei diesen Versuchen konnte ich auch die schon vorher beschriebenen Ausbauchungen bei *Syringa* beobachten. In der Kalisalpeterlösung endlich erzielte ich nie eine Ablösung. Als ich nun *Vitis*-Blüten in demselben Sinne behandelte, fielen die Resultate den oben erwähnten ganz gleich aus.

Zur weiteren Untersuchung des Ablösungsmechanismus stellte ich noch folgende Versuche mit *Vitis* an. Natürlich mußte ich bei *Vitis* immer mit Trauben im Knospenzustand arbeiten. Möglichst gleiche Blütenstände hievon stellte ich in Flaschen mit Wasser und tat eine (*A*) in einen absolut feuchten Raum unter einen Glassturz, *B* ließ ich daneben in freier Luft stehen; so hatten beide Blütenstände dieselbe Beleuchtung. Ich hatte jedoch nicht alle Knospen unverletzt gelassen, sondern an beiden Objekten eine bestimmte Anzahl von Knospen ganz wenig geköpft. Am nächsten Tage waren bei *A* und *B* aufgeblühte Blüten zu sehen, bei *A* mehr; die angeschnittenen Blüten hatten jedoch nicht die Korolle abgeworfen, sondern dieselben waren nach Art eleuteropetaler Blüten aufgeblüht und ausgebreitet. Leider welkte *B* zu rasch infolge des großen Wasserentzuges, welchen die am Sproß belassenen Laubblätter herbeiführten, so daß am dritten Tage, den Tag der Versuchsaufstellung eingerechnet, dieses Objekt schon ganz verwelkt war und keine Blüten mehr aufblühten, weder von den unverletzten noch von den verletzten. *A* jedoch hatte bereits massenhaft Korollen abgeworfen, und die angeschnittenen waren alle bis auf zwei aufgeblüht; diese dürfte ich jedoch zu tief verletzt haben, wie die Untersuchung auch zeigte. Da also bei den geköpften Blüten die Korolle erst sekundär abgeworfen wurde, so kann ich hier ohne Zweifel annehmen, daß bei *Vitis* die feste Verkittung der Korollen und das Wachsen der Staubfäden die Ursachen des eigenartigen Aufblühens sind.

Bei Wiederholung des Versuches entfernte ich jedoch, um ein Welken zu verhindern, die Laubblätter und verklebte die Wundflächen; im übrigen war die Versuchsanordnung dieselbe. Ich konnte nun abermals sehen, daß das Abblühen im feuchten Raume bei unverletzten als auch verletzten Blüten sich schneller vollzog als bei den in freier Luft aufgestellten.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auch mit destilliertem Wasser, Oxalsäure und Kalisalpeter hatte ich, wie bereits erwähnt, die bekannten Versuche gemacht; doch gab ich immer neben unverletzten Knospen auch verletzte, geköpfte hinein. In Kalisalpeter konnte ich keine Änderung beobachten; es fiel weder ein ganzes Mützchen ab, noch blühten die angeschnittenen Knospen auf. In Oxalsäure jedoch löste sich schon eine ganz stattliche Zahl von Mützchen los. Die angeschnittenen Knospen blühten nur ein klein wenig auf unter Beibehaltung der Korollen, die Staubfäden verblieben jedoch in beiden Fällen immer in ihrer gekrümmten Lage und von den Korollen fielen endlich auch die einzelnen Kronenblätter ab. Anders im Wasser; in diesem fielen alle Blüten ab. Die unverletzten Knospen warfen sofort ihre Korollen ab, die geköpften blühten zwar zuerst ohne Verlust der Korollen auf, doch fielen die Kronenblätter auch hier bald ab. Ich glaube, eine schönere Bestätigung meiner Annahme konnte ich mir nicht wünschen[1] und ich darf wohl mit einer so ziemlichen Sicherheit behaupten: Die Ablösung der Blumenkronen, welche in noch lebendem Zustande abfallen, erfolgt ganz besonders durch Turgorwirkung und wird ganz wesentlich durch Säuren gefördert.[2] Welches Agens das zuerst einsetzende ist, sei dahingestellt. Man könnte die primäre Rolle mit einigem Rechte den Säuren zuschreiben.

Es erübrigt mir nach Darlegung dieser Tatsachen noch die Frage nach der Wertigkeit des Gewebes, in welchem diese Mazeration vor sich geht. Indem ich meinen weiteren Auseinandersetzungen vorgreife, teile ich mit, daß ich bei den untersuchten Pflanzen nie eine Neubildung von Zellen in der Loslösungszone beobachtet, sondern die daselbst befindlichen Gewebe fielen einfach der Mazeration anheim. Eine Kleinzelligkeit des Gewebes in diesen Regionen,

[1] Denn steigerte ich den Turgor der lebenden Zellen durch Wasserzufuhr, so trat — die Säuren taten ja mit — eine Beschleunigung der Loslösung ein. Bei alleiniger Säurewirkung — hiebei wurden die Zellen plasmolysiert — trat zwar auch, aber verspätet, die Loslösung ein. Bei alleiniger Plasmolyse der Objekte genügten die Säuren des Zellsaftes nicht zur Loslösung.

[2] Die Mitteilungen über die *Vitis*-Blüte wurden zum Teile bereits in populärer Darstellung in der »Weinlaube«, 1906, veröffentlicht.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die man ja oft sieht, mag meiner Ansicht nach hiefür sehr dienlich sein, denn die Oberfläche eines Körpers nimmt ja im Vergleiche zum Inhalte bei Abnahme der absoluten Größe zu, und so kommt die mazerierende Turgorspannung in diesem kleinzelligen Gewebe am besten zur Geltung. Ebenfalls könnte man annehmen, da die Gewebe der Korollen an ihren Insertionsstellen die jüngsten sind — basales Wachstum ist ja meist da — daß diese Gewebepartien noch ein Rest des primären Meristems sind. Ich glaube jedoch, daß bei Blüten diese Gewebe schon den Charakter von Dauergeweben haben.

Lilium:[1] Im Knospenstadium der Korolle sind die Zellen annähernd gleich, und zwar auch an der Insertionsstelle des Perigons. Im Verlaufe des weiteren Wachstums strecken sich die Zellen des Perigons in der Richtung der Längsachse der Blüte, die Zellen der Insertionsstelle behalten jedoch ihre annähernd isodiametrische Gestalt. Diese Zellen teilen sich sogar noch in der Quere und wir bekommen als Endresultat ein sehr kleinzelliges Gewebe an der Insertionsstelle. Dieses kleinzellige Gewebe ist es nun, welches mazeriert wird; es stellt die Trennungsschichte dar. Von einem Meristem, das sich kurz vor Abfall der Korolle ausbilden würde, ist nicht die geringste Spur zu sehen. Wir finden hier also ein Trennungsgewebe, das in der Organisation der Pflanze bereits gelegen ist, aber nicht einem sekundären Wachstum seine Entstehung verdankt.

Hemerocallis fulva zeigte auch nichts von einer sekundär entstandenen Trennungsschichte, obwohl bei dieser das Gewebe an der Insertionsstelle vollkommen homogen ist. Es schien mir auch interessant, zu erfahren, ob nicht etwa durch Befruchtung eine Verschiebung in der Ablösung der Korollen sich einstellt. Ich möchte eine Verkürzung der Zeit der Anthese erwarten. Bei *Hemerocallis* aber, die in unseren Gegenden nicht fruchtet, sondern nach kurzer Anthese die ganze Blüte abwirft, suchte ich die Wirkung der Bestäubung auszunützen, um zu sehen, ob im Falle einer Befruchtung die Kronblätter etwa allein abfallen. Allein alle meine Versuche waren

[1] Siehe auch Reiche C., l. c.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

vergebens, obwohl der Pollen nicht steril gewesen, wie ich mich des öfteren überzeugte. Sowohl hier in Wien als auch in meiner Heimat in Nordmähren stellte ich wiederholt diese Versuche an, wandte Selbst- und Fremdbestäubung an, doch *Hemerocallis* blieb immer ihrem Namen treu. Ihre Anthese dauerte immer nur einen Tag, und nach drei bis acht Tagen fielen die Blüten ab. Gewöhnlich am dritten Tage nach der Anthese — doch ist dies nicht konstant — sieht man an der Ansatzstelle des Perigons (Taf. I, Fig. 1) einen schmalen weißen Ring um die Blütenachse sich ausbilden, bei dessen Untersuchung man sofort findet, daß hier eine Mazeration eingesetzt hat. Taf. I, Fig. 4 gibt uns eine kleine Skizze des Bildes, wie man es oft zu sehen bekommt, doch ist nicht immer die Epidermis ein Stück zurückgekrümmt, die Mazeration hat oft direkt angegriffen ohne Abhebung der Epidermis. Die Gefäße sind mitten entzwei gebrochen, oft sieht man die Wandverdickungen bei Spiralgefäßen noch von einem Ende des zerrissenen Gefäßes zum andern eine Verbindung herstellen; die langen prosenchymatischen Parenchymzellen, welche die Gefäßbündel begleiten, sind jedoch unverletzt aus dem Verbande getreten. Die Mazeration hat aber noch nicht das ganze Gewebe erfaßt, es haben sich nur die Perigonblätter vom Blütenstiel losgelöst, während der oberständige Fruchtknoten noch fest mit dem Blütenstiel verbunden ist. Doch dauert es nicht lange und auch dieser fällt durch Fortsetzung der Mazeration losgelöst ab und mit diesem die schon früher losgelöste Korolle, welche natürlich längst sehr eingeschrumpft ist, aber mit dem Fruchtknoten im Verbande geblieben war. Wir können auch in diesem Falle von keiner speziellen, durch ein Folgemeristem gebildeten Trennungsschichte sprechen, sondern müssen annehmen, daß das Abfallen der Korolle einfach in der Organisation der Pflanze bedingt ist und die Ansatzstelle der Blüte sich hiefür am besten eignet.

Solanum tuberosum und *Catalpa*[1] *syringifolia*. Bei diesen lösen sich oft die ganzen Blüten ab. Wir finden bei beiden Pflanzen unterhalb der Blüte eine Artikulation, in welcher dann

[1] An der Insertionsstelle der Korolle ist das Gewebe mehr homogen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die Loslösung erfolgt. *Solanum tuberosum* hat bei uns wohl infolge der Kultur das Fruchten fast ganz aufgegeben, und so fallen in der Regel die ganzen Blüten ab. Löst sich jedoch die Korolle ab, wie auch z. B. bei *Solanum Dulcamara*, so tritt Mazeration durch Turgor und Säuren ein, welche man sowohl bei *Solanum* als bei *Catalpa* an den Loslösungsstellen in der Artikulation auch findet. Die nähere Untersuchung zeigt, daß diese Artikulation z. B. bei *Solanum tuberosum* zwar von einem kleinzelligeren Gewebe als ober- und unterhalb derselben sich befindet, quer durchzogen wird, doch ist diese Zone bereits im Blütenstielchen ausgebildet und es kommen in ihr auch kollenchymatische Elemente, wenn auch nicht von scharf ausgeprägtem Charakter, vor. Wir finden also auch hier im Blütenstiel keine durch ein Meristem gebildete Trennungsschichte.

Weigelia, die in unseren Gegenden nicht fruchtet, verhält sich ähnlich. Dieselbe ist gewissermaßen ein Seitenstück zu *Hemerocallis*. Unterhalb der Blüte ist makroskopisch schon eine Zone sichtbar, in welcher die Ablösung der ganzen Blüte erfolgt. Das Zellgewebe ist dort nicht besonders differenziert und es fällt bei dieser oft die Korolle zuerst und dann der Kelch oder beide zusammen auf einmal ab. Auch bei *Weigelia* suchte ich durch künstliche Bestäubung Samen zu erzielen, doch ist es mir leider nicht gelungen. Das Versuchsobjekt, das an und für sich einen sehr ungünstigen Standort hatte, war nämlich gerade während einer glühend heißen Woche zur Blüte gekommen, so daß nach zwei bis vier Tagen jede Blüte bereits abfiel.

Anschließen möchte ich noch meinen Beobachtungen über *Oenothera biennis*, *Imatophyllum*, *Olivia* und *Fuchsia*. Bei *Oenothera biennis*, *Imatophyllum* und *Fuchsia* konnte ich nämlich ganz besonders schön das Arbeiten der Mazeration beobachten. Das betreffende Gewebe ist vollkommen homogen und es fallen Kelch und Blumenkrone vom Fruchtknoten gemeinsam ab. Oft denkt man, und dies ganz besonders bei *Fuchsia* und *Imatophyllum*, noch gar nicht an die Möglichkeit einer vorhandenen Mazeration im Innern des Gewebes, von außen sieht man nichts; ein Längsschnitt durch die betreffenden Zonen, der nicht zu dünn sein braucht, zeigt jedoch die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zerstörende Wirkung der Mazerierung, die sich hier eines ganz besonders mächtigen Zellschichtenkomplexes, wie ich es sonst nie beobachtet, bemächtigt hat. Bei *Oenothera* hingegen konnte ich ganz besonders schön das Vorschreiten der Mazeration von außen nach innen zu beobachten, wie sich quasi keilförmig eine Spalte zwischen Kelch und Fruchtknoten einschiebt; meist fand ich aber auch bei *Oenothera* das ganze Gewebe schon mazeriert.

Endlich sei noch der Ablösung der Korolle bei *Nicotiana tabacum*[1] gedacht. Bei *Nicotiana* findet nämlich die Lostrennung

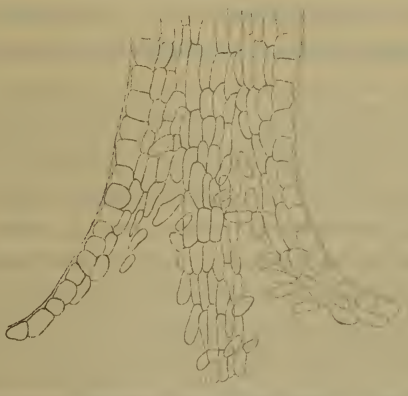


Fig. 4. Schematisch.
Mazeration der Korolle von *Nicotiana tabacum*.

der Korolle von der Blütenachse nicht direkt an der Insertionsstelle statt, sondern ein Stückchen oberhalb derselben wird die Trennungszone mitten durch die Korolle selbst gelegt (Taf. I, Fig. 3). Es tritt hier eine tiefgehende Mazeration ein (Fig. 4). Man sieht oft ganze Stücke der Gefäßbündel voneinander losgetrennt.

Von den untersuchten Pflanzen konnte ich bei *Azalea*, *Forsithia*, *Lilium*, *Prunus*, *Philadelphus*, *Vitis*, im Blütenstiele von *Solanum tuberosum* ein kleinzelliges Trennungsgewebe nachweisen, bei *Hemerocallis*, *Oenothera*, *Pirus*, *Fuchsia*, *Gloxinia*, *Nicotiana*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Tulipa*, *Catalpa*, *Papaver* und *Weigelia* spielt sich die Loslösung in einem mit

[1] Auch bei *Nicotiana affinis* ist derselbe Vorgang zu sehen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

den Nachbargeweben vollkommen gleichen oder fast gleichen Gewebe ab.

Durchgehen wir an der Hand der Angaben von Reiche[1] auch andere Familien, so finden wir bald keinen oder einen sehr geringen Unterschied zwischen dem Gewebe der Trennungszone und deren Nachbargeweben; sehr oft treffen wir an diesen Stellen ein kleinzelliges Gewebe, das sich während des Wachstums der Pflanze, respektive der Blüte, ausgebildet; aber niemals kurz vor der Loslösung der Blüte; etwa durch Funktion eines Folgemeristems entstanden ist. Reiche drückt sich diesbezüglich gewöhnlich dahin aus, indem er sagt: »Die Trennungsschichte wird sichtbar« etc., von einem Folgemeristem spricht er an diesen Stellen nie direkt. Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bei den verschiedensten Pflanzen kann ich aber wohl mit Recht annehmen — zumal Reiche in der Auffassung des Wortes »Trennungsschichte« schwankt und da auch möglicherweise auftretende Zellteilungen nicht das Charakteristikum der Trennungsschichte sind — daß die Ablösung meinen obigen Darstellungen gemäß sich vollzieht.

Oft tritt an der Insertionsstelle ein kleinzelliges Gewebe auf. Dieses ist das zweckmäßigere, wie ich bereits oben erwähnt. Oft zeigt die Insertionszone wieder ein mit den Nachbarpartien homogenes oder beinahe gleiches Gewebe. Dieses findet sich z. B. außer bei den angeführten Beispielen bei den *Aceraceae*, von denen Reiche[2] ausdrücklich sagt: »Selbst an allen Blüten ist keine anatomisch gekennzeichnete Trennungszone nachzuweisen. Die Kronblätter des untersuchten *Acer platanoides* fallen ab, indem die an ihrer Insertionsstelle gelegenen Zellen auseinanderweichen«. Bei *Epilobium* und *Circaea* findet sich keine deutliche Trennungszone. Die Mittelstufe nehmen wohl die *Rosaceae* ein. Hier finden wir, wie in den nachfolgenden Familien, eine kleinzellige Gewebeschichte, in welcher die Loslösung später erfolgt. Mohl meint, bei *Rosa* bilde sich die Trennungsschichte kurz vor dem Abfallen, und Reiche fügt

[1] Reiche C., Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. für wiss. Bot. 1885.

[2] L. c.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

hinzu: »Das erste Auftreten jener Schicht scheint bei verschiedenen Arten zu verschiedener Zeit zu erfolgen; bei den meisten war sie schon in nicht zu jungen Knospen deutlich zu erkennen; bei *Rosa* habe ich sie trotz zahlreicher Schnitte nie so unzweifelhaft wie bei den übrigen auffinden können«. An dieser Stelle darf ich jedoch nicht diesen scheinbaren Widerspruch zu erklären versuchen, sondern füge des weiteren nur eine Anzahl von Familien nach Reiche hinzu, in denen sich an der Insertionsstelle der Korolle ein kleinzelliges Gewebe ausgebildet hat, und zwar *Ranunculaceae, Nymphaeaceae, Papaveraceae,*[1] *Cruciferae, Geraniaceae, Balsamineae, Rutaceae, Umbelliferae, Apocyneae, Scrophulariaceae, Labiatae, Cucurbitaceae,*[2] *Rubiaceae, Caprifoliaceae* und *Compositae.*

[1] Die Kleinzelligkeit des Gewebes an der Insertionsstelle ist gerade nicht in die Augen springend. Ich kann nicht behaupten, daß dieses Gewebe ganz besonders kleinzellig wäre; man sieht jedoch ganz gut, daß die Korolle aus bedeutend feinmaschigeren Zellen aufgebaut ist als die angrenzenden Gewebe der Blütenachse. Diese besitzen nämlich stark verdickte Wände; ich möchte sie sogar als sklerenchymatische Zellen bezeichnen. Aufgefallen ist mir bei *Papaver orientale* noch folgende Erscheinung, die ich dann an *Papaver somniferum* auch beobachtete. Sobald sich der Kelch losgelöst hatte, sah ich in kurzem rings um die Basis der Korolle herum eine dunkle Zone auftreten. Der mikroskopische Befund zeigte, daß ich es hier mit dem an der Luft erstarrten Milchsaft der Pflanze zu tun habe, der sich ja bekanntlich an der Luft bräunt. Ich konnte ganz deutlich in dieser Masse die Kautschukkörnchen sehen. Das Austreten des Milchsaftes erklärt sich von selbst aus der Tatsache, daß an der Loslösungsstelle des Kelches bereits Milchgefäße durchrissen wurden und diesen entfloß der Milchsaft, welcher nun eine klebrige, braune Zone um die Blütenachse bildet.

[2] Dies gilt nur für die männlichen Blüten. Hier fallen Kelch und Krone gemeinsam ab und wir finden im Blütenstiele dicht unterhalb des Kelches diese kleinzellige Zone, die recht viele Zellschichten erfaßt. Reiche meint bereits: »Auf Längsschnitten durch junge Knospen ist bereits im Blütenstiele dicht unterhalb des Kelches eine mehrere Reihen hohe Lage kleiner Zellen zu unterscheiden, die durch ihre vorwiegende Ausdehnung quer zur Blütenachse sich von den an sie nach oben und unten angrenzenden langgestreckten Zellen unterscheidet. Ungefähr in der Mitte dieser Zone, aber in keiner irgendwie äußerlich vorher gekennzeichneten Stelle erfolgt ein Auseinanderweichen derselben; man findet dabei manchmal Stadien, in denen dieser Akt bereits eingetreten, die Gefäßbündel aber noch im Zusammenhange stehen. Zwischen beiden Trennungsflächen ist dann ein merklicher Zwischenraum vorhanden.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Was ist nun der Grund der Ablösung der Korolle? Reiche meint, daß die »gedrängte Stellung, Häufung vieler Organe auf beschränktem Raum, in manchen Fällen gegenseitiger Druck auf Weiterentwicklung oder Absterben von Kelch und Krone einwirken. Ferner komme in Betracht die kurze Lebensdauer des einen oder beider dieser Kreise, die, wo sie farbig entwickelt sind, der Anlockung von Insekten dienen und nach geschehener Befruchtung als nunmehr entbehrlich abgeworfen werden. Als letzter, sehr wesentlicher Faktor, welcher zumal das Abfallen, beziehungsweise Absterben der Perianthkreise bedingt, ist die Entwicklung der jungen Frucht zu nennen«. Ich kann diesen Äußerungen nicht voll beistimmen. Ganz besonders muß ich gegen die Ansicht Reiche's ankämpfen, da er der Fortentwicklung des Fruchtknotens eine so große Rolle im Abwerfen der Korolle beimißt und hebe hier ganz besonders zwei von seinen Beispielen heraus, und zwar die *Asperifoliaceae*; *Scrophulariaceae* und *Labiatae*.

Der Autor meint, daß bei den *Asperifoliaceae* die Kronenröhre durch die Vergrößerung des Fruchtknotens abgehoben werde. Die Kronenröhre bildet nämlich knapp oberhalb desselben in ihr Lumen hinein einen Vorsprung und bietet so dem Fruchtknoten eine gute Ansatzstelle zur Betätigung seiner Kräfte. Es ist ja selbstverständlich, daß der Fruchtknoten im Laufe der Weiterentwicklung an Volumen zunehmen muß. Doch wie ist es zu erklären, wenn keine Bestäubung stattfindet, der Fruchtknoten sich nicht weiterentwickelt und die Korolle dennoch abfällt?

Sterilität tritt aber nicht selten, sondern sehr häufig in der Natur auf. Reiche scheint sich seiner Deutung des Ablösungsvorganges auch nicht ganz sicher gewesen zu sein, da er meint — seine eben dargelegte Erklärung des Ablösungsprozesses der Kronen basiere allerdings auf der Annahme, daß in den Zellen der Insertionszone keine Veränderungen eintreten, welche eine selbständige Abtrennung der Krone herbeiführen könnten — eine Annahme, die zunächst ebensowenig zwingend bewiesen als widerlegt werden könne. Doch sprechen einige Tatsachen zu Gunsten unserer Auffassung, wonach wir keine wesentliche Veränderung des chemischen oder physikalischen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zustandes der Insertionszone annehmen. Es treten in ihr keine Verfärbungen, keine veränderten Lichtbrechungen in den Zellen auf, die auf Desorganisation ihrer Wand oder ihres Inhaltes schließen lassen könnten«.

Nun glaube ich jedoch, mit ziemlicher Sicherheit den Prozeß der Ablösung erläutert zu haben, bei welchem es natürlich eine Desorganisation weder der Zellmembran noch des Zellinhaltes gibt. Denn diese beiden müssen hiebei intakt bleiben, haben aber entschieden irgendwelche chemisch-physikalische Veränderungen erfahren. Es dürfte mithin auch die Ansicht Reiche's betreff der Ablösung der Korolle bei der *Asperifoliaceae* unter ganz besonderer Beteiligung des Fruchtknotens sehr hinfällig sein oder es reduziert sich wenigstens die Leistung des Fruchtknotens hiebei auf ein Minimum.

Auch ein zweiter Fall kann einer kritischen Beleuchtung nicht recht Stand halten und sinkt wohl auch auf ein Minimum herab. Wir finden nämlich bei vielen Gattungen der *Scrophulariaceae* und *Labiatae* einen hypogynen Diskus ausgebildet. Dieser Diskus soll es nun sein, welcher die Korolle abpreßt. Der Diskus ist das Nektarium; dieses würde aber entschieden gegen seine eigene Bestimmung arbeiten, falls es die Korolle abpressen würde. Hier haben wir es doch durchgehends bei den Blüten mit Schauapparaten zu tun, welche die Insekten anlocken sollen. Es wäre nun ganz widersinnig, wenn die Nektarien dagegen arbeiten würden, wie ja Reiche eigentlich will; denn er führt an, daß bei den *Scrophulariaceae* der Diskus seine »massigste Entwicklung« zur Blütezeit erreicht und meint, seine Ansicht über die Wirkung des Diskus werde gestützt durch den rasch eintretenden Kollaps, welchem dies Gebilde nach erfolgter Ablösung der Blumenkrone anheimfällt. Dies ist an und für sich kein Beweis, denn das Nektarium ist ja jetzt keine Notwendigkeit mehr für die Blüte, geradeso wie die Korolle, und kann beseitigt werden oder belassen bleiben, wie es ja bei den nahestehenden Labiaten nicht nur nicht verwelkt, sondern noch weiter wuchert. Reiche schreibt hierüber: »Übrigens wäre da, wo der Diskus als hypogyne Scheibe auftritt, ein zeitiges Absterben desselben deshalb unmöglich, weil es den sich auf ihm entwickelnden Früchten die Zufuhr der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nährstoffe abschneiden, sie also töten müßte«. Aber eine hypogyne Scheibe ist der Diskus auch bei den *Scrophulariaceae* und müßte durch seinen Tod dann auch die Früchte bei diesen zum Absterben bringen. Ich denke vielmehr, daß eben der Diskus bei den *Scrophulariaceae* trotz reichlicher Stoffzufuhr als zartes Gebilde seiner plötzlichen Bloßlegung wegen zu viel Feuchtigkeit abgibt und so eintrocknen muß; liegt er doch bei Gattungen dieser Familie, z. B. *Veronica*, *Gratiola*, *Scrophularia* vom Kelch fast gar nicht geschützt, ganz offen da, während bei den *Labiatae* er im tiefen Kelche sehr gut gegen übermäßigen Wasserverlust geschützt ist.

III. Läßt sich der Ablösungsvorgang der Monokotylen- und Koniferenblätter in Einklang mit demselben Prozesse bei Korollen und Dikotylenblättern bringen?

Bevor ich abschließe, möchte ich nochmals der Arbeit Bretfeld's[1] und der Arbeiten von Fouilly[2] und Molisch[3] über dieses Thema gedenken. Bretfeld's Ansicht über die Mohl'sche Trennungsschichte habe ich bereits eingangs erwähnt. In derselben Arbeit berichtet der Autor weiters über die Ablösung der Monokotylenblätter; dieselben Angaben gibt auch Fouilly. Es sklerosieren nämlich bei diesen einige Zellschichten der Loslösungsregion und an der Grenze der äußersten dieser Schichten, welche an das dünnwandige Gewebe anstößt, findet die Loslösung der Blätter statt; die am Sproß bleibenden Sklerenchymzellen bilden den momentanen Verschluß der Narbe, bis das Periderm, welches auf übliche Weise von den Zellen, die unter dieser Sklerenchymschichte dem Sprosse zu liegen, ausgebildet wird, in seine Rechte eintritt und den endgültigen Wundverschluß herstellt. »Diese Sklerenchymschichte ist nicht wie bei der Entwicklung der Trennungsschichte des dikotylen, periodisch abfallenden Blattes das Produkt einer kurz vor dem

[1] L. c.

[2] Fouilly Edm., Sur la chute des feuilles de certaines monocotylédones.

[3] Molisch H., Untersuchungen über den Laubfall. Diese Sitzungsber., 1886.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Blattfall stattfindenden Zellbildung,[1] sondern mit der allgemeinen Gewebedifferenzierung gleichen Schritt haltend«, erklärt Bretfeld ausdrücklich und Fouilly spricht sich im selben Sinn aus.

Das »Wie« der Blattablösung bei den Monokotylen erklärt sich Bretfeld durch Vorhandensein der besagten Sklerenchymschichte als einer conditio sine qua non, indem durch das Zusammenstoßen einer zarten und harten Zellschichte in der Grenze beider durch das Blattgewicht eine Spannung verursacht wird und durch diese Überlastung eine Loslösung stattfindet. Die Bretfeld'sche Ansicht scheint mir wenig plausibel, vielmehr glaube ich durch Annahme einer Turgorvergrößerung der an die Sklerenchymschichte grenzenden Parenchymschichte und das Eingreifen von Säuren die natürlichste und einfachste Erklärung für die Loslösung zu finden.

Molisch hingegen fand einen ähnlichen Bau des Blattgrundes bei *Abies pectinata, Larix europaea* und *Cedrus Deodara*; bei *Abies excelsa* hingegen stoßen nach seiner Angabe zwei Schichten von Sklerenchymzellen, eine stärker verdickte und eine minder verdickte an der Trennungszone aneinander. Die Zellen derselben sind noch lebend und an der Grenze dieser zwei Schichten findet die Loslösung statt. Die stärker verdickte bleibt als Narbe zurück. Molisch konnte keine Zellteilungen in der feineren Sklerenchymschichte feststellen. Nur bei *Taxus*-Nadeln, auch sehr alten, vermochte Molisch nicht die geringste Spur einer Trennungszone zu finden und auch keine Ablösung künstlich herbeizuführen. »Die Eibe ist diesen Einflüssen gegenüber ungemein resistent«. Auch bei allen diesen Fällen gibt mir die oben vertretene Ansicht über die Ablösungsverhältnisse die beste Erklärung, selbst bei *Abies excelsa*, denn hier ist die feinere Sklerenchymschichte aus ganz kleinen polyedrischen Zellen aufgebaut, die andere hingegen aus viel größeren; es kommt denn gerade hier die Kleinheit der Zellen bei der Ablösung ganz besonders in Betracht. Bei *Taxus* hingegen werden die notwendigen Umwandlungen der Trennungszellen ganz knapp vor der Laubabwerfung stattfinden; denn

[1] So mußte Bretfeld schreiben infolge seiner Auffassung der Trennungsschichte Mohl's.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

diese Verhältnisse sind eben individuell, sie treten bei dem einen Objekt früher, später bei dem anderen auf.

Resumé.

1. Untersucht wurde die Ablösung von Blütenblättern, die sich in noch lebendem Zustande von der Pflanze loslösen.

2. Nach Mohl findet die Ablösung aller Organe in einer bestimmten Gewebezone statt, welche er Trennungsschichte nannte. Als Trennungsschichte dient entweder *a)* das an der Loslösungsstelle bereits ausgebildete, auf das primäre Meristem zurückzuführende Gewebe (Mohl) oder *b)* die Trennungsschichte wird erst sekundär ausgebildet durch ein Folgemeristem (Mohl), endlich *c)* kann eine Zone von primärem Meristem — die sich an der Loslösungsstelle noch vorfindet — direkt als Trennungsschichte fungieren (Wiesner). Bei den untersuchten Blüten fand ich immer den ersten Typus.

3. Der Akt der Loslösung selbst erfolgt durch eine Mazeration des Gewebes der Trennungsschichte. Bei den untersuchten Blüten trat diese Mazeration immer durch die lösende Wirkung von Säuren und eine Steigerung der Turgorspannung ein. Dies ist eine weitere Bestätigung der Vermutung Wiesner's über den Vorgang beim Blattabwurfe. Weiters erfahren die Zellen der Trennungsschichte bei diesem Prozeß noch bestimmte chemisch-physikalische Veränderungen.

Benützte Literatur.

1. Baltz, Zum Laubfall unserer Waldbäume. Deutsche Forstzeitung, 1898.
2. Bretfeld, Freih. v., Über Vernarbung und Blattfall. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1879 bis 1881.
3. Fouilly Edm., Sur la chute des feuilles de certaines monocotylédones.
4. Höhnel, v., Über den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. Mitteil. des forstl. Versuchswesens für Österreich, H. 3.
5. Höhnel, v., Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. Mitteil. des forstl. Versuchswesens für Österreich, Bd. II, H. 2.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

6. Mohl H. v., Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitung, 1860.
7. Mohl H. v., Einige nachträgliche Bemerkungen dazu. Bot. Zeitung, 1860.
8. Mohl H. v., Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. Bot. Zeitung, 1860.
9. Molisch H., Untersuchungen über den Laubfall. Diese Sitzungsber., 1886.
10. Portele B., Studien über die Entwicklung der Traubenbeere. Mitteil. aus dem Laboratorium der landwirtschaftl. Landesanstalt in S. Michele, 1883.
11. Ráthay E., Die Geschlechtsverhältnisse der Reben. 1888.
12. Reiche C., Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. für wissenschaftl. Bot., 1885.
13. Schacht H., Bemerkungen zu H. v. Mohl's Aufsatz über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitung, 1860, und die daselbst zitierten Werke.
14. Staby L., Über den Verschluß der Blattnarben nach Abfall der Blätter. Flora, 1886.
15. Strasburger Ed., Das botanische Praktikum. 1902.
16. Strasburger Ed., Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 1904.
17. Tison A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Mém. Soc. Linn. Normandie, 1900.
18. Van Tieghem und Guignard, Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles. Bull. soc. bot. France, T. 29.
19. Wiesner J., Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Diese Sitzungsber., 1871.
20. Wiesner J., Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses. Sitzungsber. der Deutschen bot. Ges., 1904, XXII, H. 1.
21. Wiesner J., Über den Treiblaubfall und über Ombrophilie immergrüner Holzgewächse. Sitzungsber. der Deutschen bot. Ges., 1904, XXII, H. 6.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

22. Wiesner J., Über den Hitzelaubfall. Sitzungsber. der Deutschen bot. Ges., 1904, XXII, H. 8.
23. Wiesner J., Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Sitzungsber. der Deutschen bot. Ges., 1905, XXIII, H. 1.
24. Wiesner J., Die biologische Bedeutung des Laubfalles. Sitzungsber. der Deutschen bot. Ges., 1905, XXIII, H. 4.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Hemerocallis fulva*. Zwei Blüten in verschiedenem Stadium des Abblühens. Bei *s* sieht man fast noch keine Andeutung der Zone, in welcher die Loslösung erfolgt. Bei *s'* ist bereits diese Zone deutlich ausgebildet.

Fig. 2. *Syringa vulgaris*. Vergr. 140 Längsschnitt durch die Blattstielbasis im Spätherbste. *K* kleinzellige Zone, in welcher die Loslösung stattfindet.

Fig. 3. *Nicotiana tabacum*. Der Kelch ist auf der Vorderseite zum Teile weggeschnitten. Die Blumenkrone hat sich bereits losgelöst, doch ist ein Stück *(b)* an der Insertionsstelle sitzen geblieben. *c* zu *b* korrespondierende Teile der Blumenkrone; *f* Fruchtknoten.

Fig. 4. Loslösung der Korolle bei *Hemerocallis*. Längsschnitt durch die Trennungsschichte. Nach der Natur skizziert. Die Mazeration schreitet von außen nach innen vor.

Tafel II.

Fig. 1. *Philadelphus coronarius*. Vergr. 50. Längsschnitt durch den Blattstielgrund im Frühjahre. Das spätere Peridermgewebe *p* hat sich bereits differenziert.

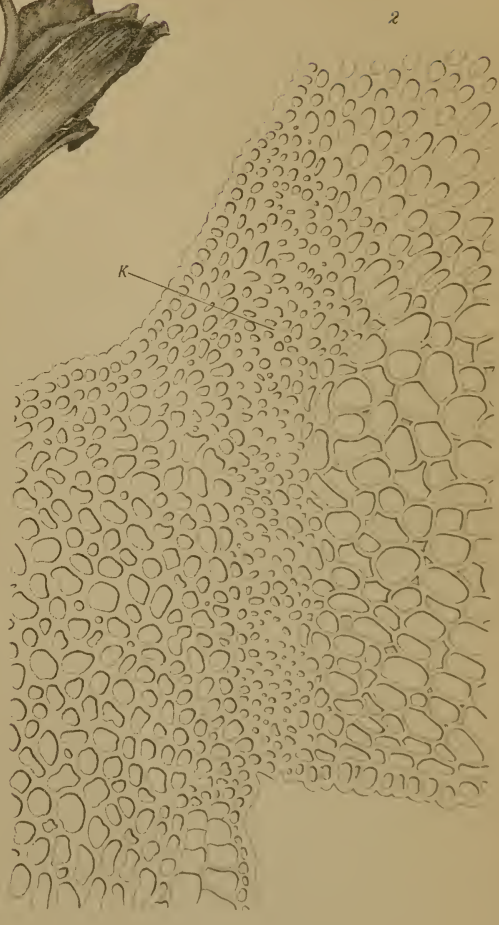
Fig. 2. *Philadelphus coronarius*. Vergr. 50. Längsschnitt durch eben dieselbe Region wie bei Fig. 1, jedoch von einem Blatt aus dem Herbste. *p'* die fertige Peridermkappe; an der Grenze dieser und des Nachbarparenchyms findet die Loslösung statt.

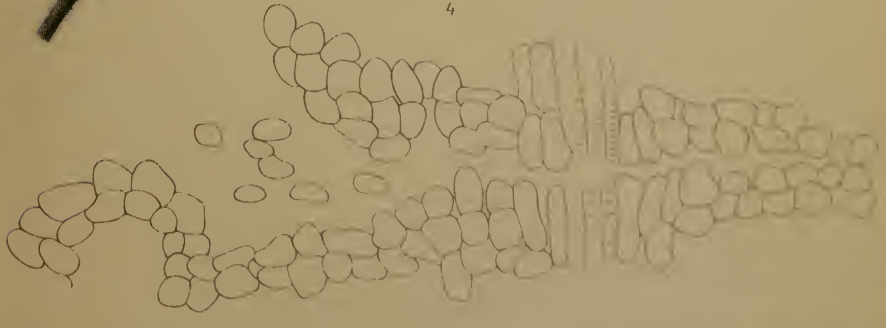
Fig. 3. *Vitis vinifera*. Vergr. 150. Längsschnitt durch die Insertionsstelle *(ü)* der Korolle

Fig. 4. *Syringa vulgaris*. Vergr. 50. Längsschnitt durch die Blattstielbasis im Frühjahr. Bei *K'* ist bereits jene kleinzellige Gewebepartie angelegt, in welcher die Loslösung des Blattes später vor sich geht.

Fig. 5. *Vitis vinifera*. Vergr. 150. Längsschnitt durch die Basis einer abgelösten Korolle. Alle freiliegenden Zellen der Loslösungsstelle *(l)* sind intakt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

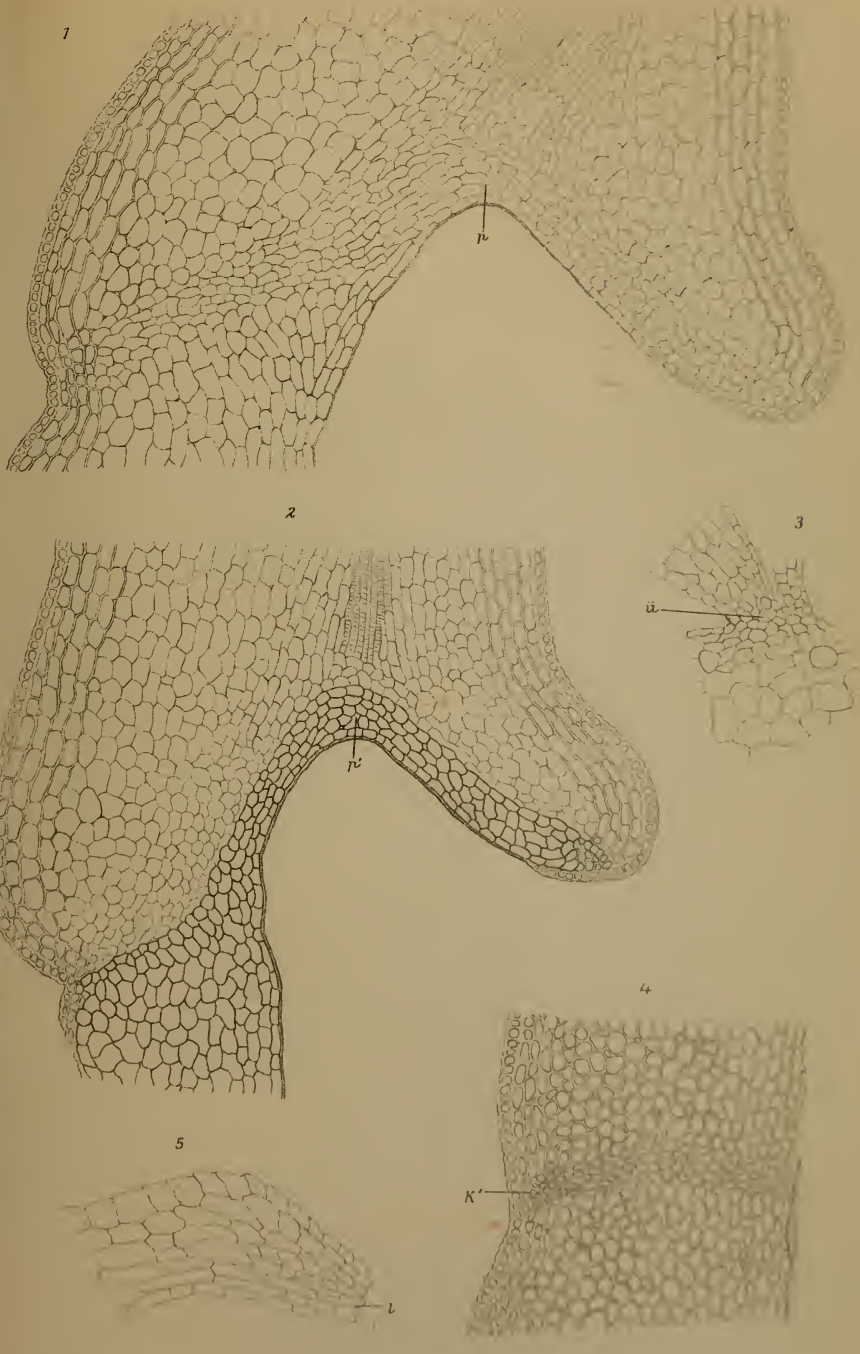




J. Fleischmann, n. d. N. lith. Druck von Alb. Berger, Wien, VIII

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



J. Fleischmann, n. d. N. lith. Druck von Alb. Berger, Wien, VIII

Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse. Bd. CXV, Abt. I. 1906.